

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛОДОВИТОСТИ У РЕДИСА ПРИ ИНЦУХТЕ

С. И. Нарбут

Наличие стерильности и вырождение в потомстве инцухтируемых растений является серьезным препятствием как для применения инцухт-метода в селекции, так и в генетических исследованиях. Поэтому проблема изменчивости плодovitости у перекрестноопыляемых растений при инцухте имеет общее значение.

Перед нами была поставлена задача выяснить отношение разных сортов редиса к инцухту, степень изменчивости плодovitости внутри сорта, а также зависимость между внешними условиями и плодovitостью. Редис является типично перекрестноопыляющимся растением, у которого опыление совершается насекомыми, а иногда и с помощью ветра (Шилова, 1954). По данным М. А. Шебалиной (1936) у редиса имеются как самофертильные, так и самостерильные формы. Поэтому завязываемость плодов и семян у этой культуры сильно варьирует; в опытах сотрудников Всесоюзного института растениеводства она составила около 30% и менялась по годам. В опытах японских исследователей завязываемость стручков у отдельных форм равнялась 50%.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе было использовано пять сортов редиса, семена которых получены из коллекции Всесоюзного института растениеводства. Сорта Ледяная сосулька, Сакса, Красный с белым кончиком и Московский парниковый относятся к европейской группе, а Вировский белый — к китайской группе сортов.

Опыты ставились в Петергофском биологическом институте ЛГУ в течение 1956—1959 гг. Ежегодно инцухтировалось до 14 растений каждого сорта. Изоляции подвергались соцветия и отдельные цветки. Для соцветий употреблялись пергаментные изоляторы, для отдельных цветков — вата. Под изолятор бралось 10—15 цветков. При этом все распустившиеся цветки удалялись. Одновременно с постановкой на инцухт на том же растении столько же цветков ставилось на свободное, т. е. естественное опыление (контроль).

Показателями плодovitости редиса были процент самофертильных растений и завязавшихся стручков, а также их осемененность — среднее число семян на стручок. Была определена и относительная осемененность стручков (в %), т. е. отношение среднего числа семян в стручке, полученных от свободного опыления, к числу семян от инцухта.

Таблица 1

Завязываемость плодов у самофертильных растений сортовых популяций редиса

Сорт	Опыление	1956 г.			1957 г.			1958 г.			1959 г.		
		Изолиро- вано цветков	% завязав- шихся стручков	Изолиро- вано стручков	Изолиро- вано цветков	% завязав- шихся стручков	Изолиро- вано стручков	Изолиро- вано цветков	% завязав- шихся стручков	Изолиро- вано цветков	Изолиро- вано стручков	% завязав- шихся стручков	Изолиро- вано стручков
Ледяная сосулька	Свободное	232	95,2 ± 1,9	60	88,3 ± 4,2	111	81,1 ± 3,7	653	83,7 ± 1,6	1775	20,0 ± 0,9	—	—
	Инцухт	324	53,0 ± 2,8	102	8,0 ± 1,9	99	14,0 ± 1,9	—	—	—	—	—	—
Сакса	Свободное	166	87,3 ± 2,6	585	83,1 ± 2,2	201	78,0 ± 2,4	701	81,1 ± 1,4	2377	21,1 ± 0,8	—	—
	Инцухт	362	32,6 ± 2,5	328	21,6 ± 2,2	338	13,6 ± 1,8	—	—	—	—	—	—
Красный с белым кон- чиком	Свободное	100	73,0 ± 4,1	75	73,9 ± 5,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	Инцухт	142	22,5 ± 3,5	156	8,3 ± 2,2	—	—	—	—	—	—	—	—
Московский парниковый	Свободное	126	88,9 ± 2,8	75	74,7 ± 5,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	Инцухт	254	12,9 ± 2,1	34	32,3 ± 8,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Вировский белый	Свободное	87	78,1 ± 4,4	236	70,3 ± 2,9	301	63,0 ± 2,5	884	63,8 ± 1,6	2598	8,2 ± 0,5	—	—
	Инцухт	87	27,6 ± 4,8	329	11,8 ± 1,8	273	1,8 ± 0,8	—	—	—	—	—	—

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТА

Из данных, приведенных в табл. 1 и 2, видно, что при свободном опылении оба показателя плодovitости (% завязавшихся стручков и их осемененность) сильно варьируют. Очевидно, это является результатом варьирования условий опыта по годам. Наиболее благоприятными для оплодотворения и развития семян редиса были условия 1956 г. В этом году отмечена самая высокая плодovitость у всех сортов как при свободном опылении, так и при инцухте. Напротив, 1958 г. оказался наиболее неблагоприятным вследствие обильного количества выпавших осадков и повышенных температур. В итоге при естественном опылении, не говоря об инцухте, у всех сортов резко снизился все показатели плодovitости.

При рассмотрении результатов любого из четырех лет опыта значительная изменчивость плодovitости у сортов видна при свободном опылении. Наиболее плодovitыми оказались сорта Ледяная сосулька и Сакса. На протяжении всего опыта (1956—1959 гг.) эти сорта имели самую высокую завязываемость плодов в сочетании с хорошей осемененностью. Резко отличным от них был Вировский белый, относящийся к китайской группе. Для него характерна весьма низкая плодovitость при свободном опылении даже в самый благоприятный 1956 г. Отмеченные различия в плодovitости между Вировским белым и сортами Ледяная сосулька и Сакса достоверны ($t > 3$). Своеобразная реак-

ция сорта Вировский белый на условия опыления свидетельствует о его слабой приспособленности к данным условиям.

Переходя к результатам опыта, полученным при применении инцухта, следует указать на общее и притом значительное снижение плодovitости, наблюдаемое у всех сортов. Падение плодovitости в этом случае характеризуется не только низкой завязываемостью стручков (табл. 1), но и их малой осемененностью (табл. 2). Весьма наглядным является показатель относительной осемененности, который характеризует в процентном отношении степень снижения осемененности стручка при инцухте по отношению к свободному опылению. В наиболее благоприятный 1956 г. относительная осемененность в опытах составила в среднем по сортам от 42 до 65%. В другие годы она была ниже.

При инцухте у сортов отмечается и значительное увеличение изменчивости плодovitости: под влиянием этого способа опыления они дифференцируются на самостерильные и самофертильные формы. Количество самофертильных и самостерильных форм в различных выборках фенотипов отличается неодинаковым (табл. 3) и очевидно, зависит от условий культуры. Характерно, что наличие более значительного процента самостерильных растений наблюдалось в тех сортовых популяциях, которые при свободном опылении имеют пониженную плодovitость. У сорта Вировский белый отмечена самая низкая плодovitость при инцухте, и в составе популяции этого же сорта имеется наибольшая процент самостерильных растений. Это характеризует Вировский белый как самостерильный сорт. Популяции Ледяной соеульки и Сакса, обладающие при свободном опылении высокой плодovitостью, имели наименьший процент самостерильных растений. Однако следует отметить, что при резко неблагоприятных условиях влажности и температуры (1956 г.) и в этой группе сортов увеличивается процент самостерильных растений. Таким образом, при определенных условиях и они становятся в большей мере самосовместимыми.

Таким же характер изменчивости плодovitости при инцухте имеет место у самофертильных форм. Наиболее плодovитые при свободном опылении сорта Ледяная соеулька и Сакса оказались самыми плодovитыми и при инцухте. Они и в этом случае дали более высокий процент завязывания стручков (табл. 1) и высокое число семян в них (табл. 2). Характерно, что Вировский белый снова имел плохие показатели.

Таким образом, нами показано, что между степенью плодovitости сортов при естественном свободном опылении и при инцухте имеется прямая связь. Установление ее, на наш взгляд, имеет значение для объяснения возникновения явления стерильности в гетерогенных популяциях редиса.

Заслуживают большого внимания данные, указывающие на чрезвычайно высокую изменчивость плодovitости при инцухте у растений внутри сорта. При инцухте размах изменчивости завязывания плодов у растений сорта Сакса колеблется от 0 до 80%, а при свободном опылении от 60 до 100%. У сорта Московский парниковый при инцухте — от 0 до 73%, а при свободном опылении — от 75 до 100%.

Следовательно, при свободном опылении в популяции (сорта) поддерживается определенное относительное равновесие. В результате этого процент завязывания плодов у сорта от года к году колеблется в сравнительно небольших пределах (табл. 1). Под влиянием инцухта это равновесие нарушается. В итоге внутри популяции редиса обнаруживается высокая изменчивость данного показателя.

Не менее интересно сравнение данных, характеризующих изменчивость осемененности стручков у растений сорта при разных способах опы-

Таблица 2

Осемененность плодов редиса при инцухте и свободном опылении

142

Сорт	Опыление	1956 г.			1957 г.			1958 г.			1959 г.		
		Среднее число семян в стручке	lim Относительная осемененность при инцухте (в %)	Относительная осемененность при инцухте (в %)	Среднее число семян в стручке	lim Относительная осемененность при инцухте (в %)	Относительная осемененность при инцухте (в %)	Среднее число семян в стручке	lim Относительная осемененность при инцухте (в %)	Относительная осемененность при инцухте (в %)	Среднее число семян в стручке	lim Относительная осемененность при инцухте (в %)	Относительная осемененность при инцухте (в %)
Ледяная сосулька	Свободное . . .	6,5	6—8	63	4,8	2—8	34	2,6	2—3	56	4,8	2—8	58
	Инцухт . . .	4,1	1—3		1,7	1—3		1,5	—		2,8	0—7	
Сакса	Свободное . . .	6,0	3—8	65	5,3	4—8	48	5,0	3—7	35	5,6	3—8	47
	Инцухт . . .	3,9	1—6		2,5	1—4		1,8	1—2		2,7	0—6	
Красный с белым кончиком	Свободное . . .	4,4	5—9	59	6,9	2—8	39	—	—	—	—	—	—
	Инцухт . . .	2,6	1—7		2,7	1—6		—	—		—	—	
Московский пар- никовый	Свободное . . .	4,5	3—7	45	4,4	3—6	24	—	—	—	—	—	—
	Инцухт . . .	2,0	1—3		0,9	0—4		—	—		—	—	
Вировский белый	Свободное . . .	5,3	1—8	42	5,4	2—7	23	3,3	2—5	85	3,8	1—8	55
	Инцухт . . .	2,2	2—3		1,2	1—5		2,8	1—5		2,1	0—5	

* Завязалось всего 5 стручков

Таблица 3

Процент самостерильных растений в сортовых популяциях редиса

Сорт	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
Ледяная сосулька	14	20	39	9
Сакса	11	27	57	0
Красный с белым кончиком	29	14	—	—
Московский парниковый	33	67	—	—
Вировский белый	82	33	72	29

ления. С этой целью сравнивались данные 1956 г., лучшего по условиям опыления и оплодотворения редиса (табл. 2). Оказалось, что если при свободном опылении нижний предел варьирования осемененности плодов растения составлял 3—6 семян на стручок, то при инцухте — 1—2 семени. Исключение составил сорт Вировский белый. У него и в условиях свободного опыления имелись растения с очень низкой осемененностью стручков. Возможно, этим до некоторой степени и объясняется высокая стерильность данного сорта при инцухте. Вероятнее всего, что при инцухте под влиянием депрессии из популяции через стерильность в первую очередь элиминируют именно такие слабо плодовые, маложизнеспособные формы.

Данные табл. 2 показывают также, что на фоне общего снижения числа семян в стручке в большинстве случаев при инцухте у растений сорта уменьшается также размах изменчивости этого признака.

Однако в популяции некоторых сортов (Сакса Красный с белым кончиком) размах изменчивости числа семян в стручке и при инцухте остается достаточно широким. В популяции этих сортов наряду с выщеплением в инцухте стерильных и слабо фертильных форм встречаются весьма плодовые формы не только с высокой завязываемостью плодов, но и высокими осемененностью стручков. Иногда у таких форм осемененность стручков при инцухте даже выше, чем при свободном опылении. У сорта Красный с белым кончиком (1956 г.) в инцухте выщепилась форма, имеющая 7 семян на стручок, тогда как популяция этого сорта при свободном опылении в среднем имела 5 семян на стручок. То же самое имело место в 1959 г. у Ледяной сосульки, Сакса и даже у Вировского белого.

Это указывает на то, что наряду с депрессией, наблюдаемой у редиса при инцухте, которая выражается в снижении всех показателей плодovitости и выщеплении самостерильных форм, имеется возможность эффективного отбора инцухт-линий на плодovitость а, следовательно, и перспектива селекции в этом направлении.

В литературе указывается (Шебалина, 1936), что при изолировании одиночных цветков редиса, т. е. при самом строгом самоопылении, образования плодов не происходит. При изолировании отдельных цветков у сортов Сакса и Вировский белый в наших опытах, хотя и в весьма незначительном количестве, но были получены плоды и семена. Так, от 132 изолированных цветков сорта Сакса получен 21 стручок (16%) с 49 семенами, а от 94 цветков сорта Вировский белый — 6 стручков (6,4%) и 8 семян (табл. 4). Безусловно, плодovitость ничтожна, но при крайней необходимости приемлема для работы.

Заметим, что при инцухте одиночных цветков общая плодovitость (процент самофертильных растений и завязываемость стручков) по

Таблица 4

Плодовитость редиса при строгом самоопылении (изоляция одиночных цветков)
1957 г.

Сорт	Опыление	Растений в опыте		Изолировано цветков	Завязалось стручков (в %)	Завязалось семян			
		всего	в том числе % самостерильных			всего	в среднем на один стручок	lim	относительная осемененность (в %)
Сакса	Свободное . .	14	—	130	$93,1 \pm 2,3$	623	5,1	1—10	45,3
	Инцухт	14	43	132	$16,0 \pm 3,2$	49	2,3	0—4	
Вировский белый	Свободное . .	10	—	108	$66,7 \pm 4,5$	286	3,9	1—6	33,5
	Инцухт	11	64	94	$6,4 \pm 2,4$	8	1,3	1—2	

сравнению с групповой изоляцией несколько снизилась, осемененность стручков при этом осталась такой же.

Выше нами была показана весьма четкая связь между резким снижением плодовитости растений редиса при инцухте (самонесовместимость) и условиями опыления.

На зависимость самонесовместимости растений от условий, в частности от возраста растения и цветка, указывают ряд исследователей. Ясуда (Jasuda, 1934) наблюдал ослабление самонесовместимости в конце цветения растения. На связь самонесовместимости у редиса с возрастом цветка указывали Какизаки и Тадаюки (Kakizaki a. Tadayuki, 1933). Значительно большее число семян при самоопылении редиса они получили в случае нанесения пыльцы того же растения на рыльца нераскрывшихся цветков. Татебе (Tatebe, 1957) приводит данные, где показывает, что незрелое рыльце цветка японского редиса более восприимчиво, чем зрелое. По его данным, пыльца на зрелом рыльце, даже у совместимых сортов, задерживалась в прорастании.

Чтобы выяснить влияние сроков изоляции на степень плодовитости сортов, групповая изоляция цветков проводилась нами на одних и тех же растениях в начале и в конце цветения, т. е. через месяц после первого срока изоляции. Полученные результаты также устанавливают зависимость между совместимостью растений и условиями опыления. По нашим данным, при втором сроке изоляции в августе плодовитость у растений ранних сортов резко снизилась по отношению к первому сроку изоляции (табл. 5). При этом снизилась как завязываемость стручков, так и их осемененность. У более поздних сортов (Вировский белый, Московский парниковый) снижения плодовитости при втором сроке изоляции или не наблюдалось или, наоборот, имело место даже повышение плодовитости. Это говорит об ослаблении самонесовместимости. Учитывая, что цветение у редиса обычно длится 24—45 дней, падение плодовитости при изолировании цветков в конце цветения (начало цветения отмечено 26 июня) мы объясняем слишком ослабленным состоянием растений в связи с их старением.

Необходимо обратить внимание на то, что все семена, полученные от инцухта при втором сроке изоляции, оказались щуплыми (табл. 5). Следовательно, в Ленинградской области для получения нормально развитых, выполненных семян от инцухта изоляцию цветков нужно проводить не позднее 10—15 VII. В противном случае, даже у скороспелых

Таблица 5

Плодовитость растений редиса при разных сроках изоляции цветков 1956 г.

Сорт	№ растений	Даты изоляции цветков	Число изолированных цветков	Завязалось		% шуплых семян
				плодов (в %)	семян в стручке	
Ледяная сосулька	4	14 VII	53	81,1	2,3	4,2
		12 VIII	107	18,8	1,8	84,0
Сакса	3	13 VII	39	12,8	2,0	7,0
		13 VIII	126	1,3	1,5	100,0
Красный с белым кончиком	1	13 VII	25	48,0	2,7	0,0
		13 VIII	76	5,3	0,5	100,0
Московский парниковый	6	14 VII	36	5,6	2,5	0,0
		9 VIII	28	42,8	3,2	100,0
Вировский белый	1	12 VII	53	24,5	1,7	13,0
		12 VIII	57	26,3	1,3	100,0

сортов (Сакса, Красный с белым кончиком) образуются в подавляющем большинстве недоразвитые шуплые семена.

ВЫВОДЫ

1. Исследованные сорта редиса, типично перекрестноопыляющегося растения, представляют собой гетерогенные популяции по самофертильности, чем и объясняется их своеобразная реакция на условия опыления.

2. При свободном опылении сорта редиса имеют разную степень плодовитости. Более плодовитыми оказались Ледяная сосулька и Сакса, у которых наблюдается высокая завязываемость стручков и их осемененности; менее плодовитыми — Вировский белый и Красный с белым кончиком.

3. При инцукте плодовитость заметно снижается, причем сорта имеют разную степень фертильности. Наиболее самофертильными являются сорта самые плодовитые при свободном опылении.

4. В инцукте потомства сорта по степени самофертильности идет расщепление: выщепляются растения от полностью самостерильных до высокой степени самофертильных.

5. При строгом самоопылении редиса (изоляция одиночных цветков) возможно получение незначительного количества плодов и семян.

6. В зависимости от срока изоляции наблюдается значительная изменчивость показателей фертильности. При изоляции цветков в конце цветения (в августе) у большинства сортов резко снижается завязываемость плодов и их осемененность; образующиеся семена оказываются недоразвитыми и шуплыми.

ON THE VARIATION OF FERTILITY IN THE INBRED STRAINS OF RADISH
(RAPHANUS SATIVUS VAR. RADICOLA)

S. I. Narbut

The article comprises the description of the results of four years studies of fertility (measured by the per cent setting of siliques and the num-

ber of seeds per silique) of inbred plants of five varieties of radish (*Raphanus sativus* var. *radicola*) and of cross-pollinated controls.

It has been shown that the varieties studied are heterogeneous with respect to self-compatibility. The fertility of inbred plants differs from that of cross-pollinated plants of the same variety. In the inbred plants the fertility is much more variable. All the degrees of fertility from complete self-incompatibility to high fertility appear in the course of segregation.

A correlation has been established between the fertility of the inbred and of the cross-pollinated plants of the same variety.

Thus "Ledianaya sosulka" ("Icicle") and "Saxa", the most fertile varieties under the conditions of free cross-pollination proved to be the most self-compatible. "Virovsky beliy" (All-Union Institute of Plant Industry White), a less fertile variety, exhibited a considerable self-incompatibility.

A general reduction of fertility was observed as the result of inbreeding common to all the varieties studied.

A dependence of the results of inbreeding on the time of isolation has been demonstrated.

ЛИТЕРАТУРА

- Шебалина М. А. 1936. В кн.: «Селекция кормовых культур». Л., Сельхозгиз; 3—114.
Шилова С. Н. 1954. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 31, 1: 169—175.
Jasuda S. 1934. Bull. Imp. Coll. Agr. Forestry Morioka Nippoin, 20.
Kakizaki Y. and R. Tadayuki. 1933. J. heredity, 24, 9.
Tatebe T. 1957. J. Hort. Assoc. Japan, XXVI, 1: 21—27.
-